
A-K[rause]
1901

DIE COLUMELLA DER VÖGEL

(COLUMELLA AURIS AVIUM)

IHR BAU UND DESSEN EINFLUSS AUF DIE FEINHÖRIGKEIT

NEUE UNTERSUCHUNGEN UND BEITRÄGE

ZUR

COMPARATIVEN ANATOMIE DES GEHÖRORGANES

VON

GEORG KRAUSE

MIT 4 TAFELN IN LICHTDRUCK UND 2 TEXTILLUSTRATIONEN

BERLIN

R. FRIEDLÄNDER & SOHN

1901.



DIE COLUMELLA DER VÖGEL

(COLUMELLA AURIS AVIUM)

IHR BAU UND DESSEN EINFLUSS AUF DIE FEINHÖRIGKEIT

NEUE UNTERSUCHUNGEN UND BEITRÄGE

ZUR

COMPARATIVEN ANATOMIE DES GEHÖRORGANES

VON

GEORG KRAUSE

MIT 4 TAFELN IN LICHTDRUCK UND 2 TEXTILLUSTRATIONEN

BERLIN

R. FRIEDLÄNDER & SOHN

1901.



MEINER LIEBEN FRAU UND MITARBEITERIN

HEDWIG

DER STILLEN VEREHRERIN NATURWISSENSCHAFTLICHER

FORSCHUNGEN.



VORWORT.

Bei meinen häufigen und mit besonderer Vorliebe betriebenen osteologischen Untersuchungen des Vogelschädels wollte es einmal der Zufall, dass mir gleichzeitig die Columellen einer Nebelkrähe und einer Schleiereule in die Hände geriethen. Die individuelle Verschiedenheit dieser beiden gleichen Objecte war so auffallend, dass sie zum Anlasse weiterer Studien wurde. Mit der Beschaffung neuen Materials und dem tieferen Eingehen in dasselbe vergrößerte sich auch der eigenartige Reiz solcher Untersuchungen, und bald erschien mir die Summe der gemachten Beobachtungen groß genug, um das Resultat derselben zum geeigneten und berechtigten Gegenstande einer Special-Abhandlung zu verwenden. Hierbei machte ich die merkwürdige Entdeckung, dass sich trotz aller Bemühungen nirgends eine entsprechende Specialliteratur finden ließ, deren Unterstützung ich gegebenen Falls so gern in Anspruch genommen hätte. Der Name Columella, das »Säulchen«, taucht wohl schon in älteren naturgeschichtlichen Werken hier und da als Bezeichnung für das Gehörknöchelchen der Vögel und einiger Reptile auf, aber die damaligen Autoren hielten es nicht für angebracht, sich des Näheren darüber auszulassen. Es muss uns das um so merkwürdiger berühren, als sich doch gerade die älteren Anatomen und Forscher in allen ihren Arbeiten durch eine ihnen eigenthümliche Weitschweifigkeit auszeichneten, in der sie mitunter die unwesentlichsten Momente mit einer ans Komische grenzenden Ausdauer und Umständlichkeit behandelten. So finden wir die Columella bei Carus in seinem für die damalige Zeit ganz ausgezeichneten Lehrbuche der vergleichenden Zootomie wohl hie und da, stets aber nur vorübergehend erwähnt und durch eine mehr als skizzenhafte Zeichnung wiedergegeben. Auch Platner behandelt die Columella in seinen »Bemerkungen über das Quadratbein und die Paukenhöhle der Vögel« nur ganz nebensächlich. Köstlin aber scheint es ebenso principiell zu vermeiden, den Ausdruck »Columella« oder »Säulchen« in seinem umfangreichen Buche: »Der Bau des knöchernen Kopfes der Wirbelthiere« zu brauchen, als es ihm andererseits beliebte, die Gehörknöchel nur ganz kurz zu erwähnen. Erst Magnus lässt das scheinbar vergessene und so arg vernachlässigte Knöchelchen wieder zu neuer

Existenzberechtigung gelangen, indem er in seinen »Untersuchungen über den Bau des knöchernen Vogelkopfes« pag. 40, wenn auch nur flüchtig, so doch zweimal von der Columella spricht. Dagegen ist es wieder merkwürdig, dass er es gleichfalls nicht für nöthig erachtete, dem schönen und umfangreichen, mit großer Liebe gezeichneten Illustrationsmateriale seiner Arbeit auch nur eine Abbildung jenes wichtigen Knöchelchens beizufügen. Die beste Berücksichtigung widerfährt dem Organe in dem großartigen Werke Dr. H. G. Bronn's »Klassen und Ordnungen des Thierreichs«, und zwar durch die Bearbeitung des Professors Hans Gadow in Cambridge. Diesem allein kommt das Verdienst zu, 1891 endlich im Band VI. Abth. IV (Vögel) des genannten Fundamentalwerkes der Columella bisher, wenn auch nur kurz, so doch am meisten gedacht zu haben. Die alte stiefmütterliche Behandlung wird — um mit der Aufzählung der »einschlägigen« Literatur zu schließen — dem doch so interessanten Objecte im 1895 erschienenen Buche »Bau der Vögel« von William Marshall zu theil.

Ich habe nur deswegen diese kleine Auswahl entsprechender Literatur angeführt, um wenigstens annähernd überzeugend zu beweisen, dass hier noch eine arge Lücke in unserer Specialliteratur vorhanden, welche ich mit dieser Arbeit auszufüllen unter bestem Wollen und Können eifrig bemüht war. Sollte mir dieses auch nur zum Theil gelungen sein, so wäre der Zweck meines Buches erfüllt.

Alle Figuren der Tafeln sind originalgetreue, mit peinlichster Sorgfalt durchgearbeitete Zeichnungen nach der Natur. Sie wurden von mir der größeren Correktheit wegen zuerst unter 38 facher Linearvergrößerung aufgenommen und sodann auf halbe Größe reducirt, welcher Modus sich besonders bei einzelnen kleinen Details sehr bewährte. Bezüglich der Terminologie machte ich von dem mir zustehenden Prioritätsrechte Gebrauch, indem ich mich dabei einer möglichst einfachen und bildlichen Nomenclatur bediente.

Es bleibt mir nun blos noch die schöne Pflicht zu erfüllen übrig, allen denjenigen Herren, die mir mit Rath und That in so liebenswürdiger Weise zur Seite gestanden haben, speciell den Herren Dr. A. Girtanner-St. Gallen und Wilhelm Schlüter-Halle a. S. für Überlassung werthvollen Schädelmaterials, sowie Herrn Sanitätsrath Dr. O. Baer-Hirschberg für seine allzeit bereitwillige Unterstützung an dieser Stelle meinen ganz besonderen und herzlichen Dank auszusprechen.

Hirschberg i. Schl., Ostern 1901.

GEORG KRAUSE.

INHALTS-VERZEICHNISS.



ALLGEMEINER THEIL.



DAS OHR.

Der Vorgang des Hörens ist kurz folgender. Töne sind stets kugelförmig, also nach allen Richtungen radial auseinander laufende und sich gleichmäßig in der Luft fortpflanzende Wellenbewegungen, in deren Centrum die Tonquelle liegt. Diese Luftschwingungen werden zunächst vom Außenohr, der Ohrmuschel der Säugethiere, dem Federkranze der Vögel, oder auch wie bei den Kriechthieren und Lurchen ohne alle weitere Vorrichtung im äußeren Gehörgange aufgenommen und zum Trommelfell geleitet. Von hier aus übernehmen die an der innern Wandung des Trommelfelles aufsitzenden Gehörknöchelchen die weitere Übertragung der Schwingungen, solche sogar noch verstärkend. Schließlich erreichen sie in der mit Wasser gefüllten, wegen ihrer verschlungenen Form das Labyrinth genannten Höhle, in welcher sich die überaus zarten Endungen der Gehörnerven auf feinsten Membranen ausbreiten, ihr Endziel. Hier also in der Schnecke, unter dem Schutze des Labyrinthwassers, werden die Schwingungen der Luft zum wahrnehmbaren Tone umgewerthet und dem Individuum zur Empfindung gebracht.

Der Sinn des Gehörs gelangt also im Ohre erst dann zur Wahrnehmung, wenn die Schallwellen resp. Schwingungen der Luft auf rein physikalischem Gesetz zuerst eine Reihe der mannigfaltigsten Aufnahme- und Leitungs-Apparate durchlaufen und endlich ihr Ziel in den Nervenendungen erreicht haben; in diesem Moment tritt aber auch sofort die blitzartige physiologische Umwerthung der Vibrationen, das Hören, ein. Je nach der Beschaffenheit des den wunderbarsten Modificationen unterworfenen Gesammtmechanismus' ist der Besitzer solchen Apparates mit einer größeren oder geringeren Aufnahme-Empfindlichkeit ausgestattet. Es lässt sich also durch den anatomischen Befund nicht nur der Bau und die Ausgestaltung der Gehöranlage, sondern auch das Hörvermögen der hochorganisirten Lebewesen mit großer Sicherheit taxiren. Ich möchte daher, unterstützt durch das natürliche System, die Wirbelthierfauna in vier streng von einander abgegrenzte Gehörgruppen zerlegen. Betrachten wir uns nun diese Gehör-Gruppen etwas näher in ihren Differenzirungen des Baues der verschiedenen Gehöranlagen und ihrer entsprechenden Leistungsfähigkeiten.

Mensch und Säugethiere. Das vorzüglichste, sowohl in seiner äußeren wie inneren Ausgestaltung am vollkommensten gebildete Hörwerkzeug besitzt der Mensch und die ihm nahe stehenden Säugethiere. Bei ihnen sind alle jene Merkmale, welche die größte Feinhörigkeit bedingen, bis auf wenige Ausnahmen zur höchsten Vollendung gelangt. Die das Außenohr darstellende Ohrmuschel, der lange und geräumige, theilweise trichterförmige Gehörgang, das Trommelfell, die Paukenhöhle mit ihrer dreitheiligen, wahrhaft kunstvollen aus Hammer, Ambos, Steigbügel sich zusammensetzenden Knochen-Mechanik, und endlich das innerste und edelste Hörorgan, das Labyrinth mit seiner wunderbaren, hier in durchaus unerreichter Vollkommenheit ausgebildete Schnecke nebst den drei aus- und einmündenden halbzirkelförmigen Bogengängen. Sie alle bilden eine Vereinigung subtilster Organe, deren jedes einzelne vermöge seiner vorzüglichen Ausgestaltung zur äußersten Leistungsfähigkeit des Ganzen beiträgt. Und so ist es auch in der That. Man findet unter den Säugethieren Familien von so eminenter, fast räthselhafter Feinhörigkeit, dass sich im Vergleich zu ihnen der Mensch mit seinem doch analog gestalteten Ohre beinahe taub vorkommen könnte. So vermögen wir uns von der Feinheit jener Geräusche, die das Katzenohr noch deutlich wahrnimmt, ebenso wenig eine Vorstellung zu machen, wie von der fabelhaften Sinnesschärfe, wodurch die Fledermaus in den Stand gesetzt wird, die winzigen Schallwellen eines fliegenden und kaum sichtbaren Insekts als Ton zu empfinden.

Vögel. Die zweite Vollkommenheitsstufe der Feinhörigkeit umschließen oder richtiger gesagt beschließen die Vögel. Ihnen allen — mit Ausnahme der Eulen — fehlt bereits das äußere Ohr. Denn während bei den Eulen die Ohrmuschel wenigstens im Prinzip durch einen häutigen Lappen ersetzt wird, ist bei allen übrigen Vögeln die Ohröffnung im günstigsten Falle nur noch von einem unscheinbaren Hautringe umgeben; meist aber fehlt auch sogar dieser kleine Rest einer Ohrmuschel, und es verräth sich das Vogelohr nur noch durch ein einfaches Loch in der Haut der Schläfengegend. Einen gewissen Ersatz, eine Art secundärer Muschel an Stelle der fehlenden bildet jedoch der stets um den Rand der Öffnung stehende aufrichtbare und durchlässige Federkranz, den kein Vogelohr entbehrt. Der äußere Gehörgang ist bei weitem kürzer als bei den Säugethieren, dabei breit und sackartig ohne knöcherne Wandungen. Noch abweichender zeigt sich das Trommelfell. Es ist sehr gut entwickelt, aber doch vollkommen anders als bei den Säugethieren gestaltet. Da sich durch den Mangel eines knöchernen Gehörganges die Paukenhöhle ganz unvermittelt nach außen öffnet, so kann man das Trommelfell meist ohne große Präparation bloßlegen. Hierdurch gleicht das Vogelohr dem des neugeborenen Kindes. Bei den Säugethieren bildete ein sogenannter Paukenring, der Annulus tympanicus,

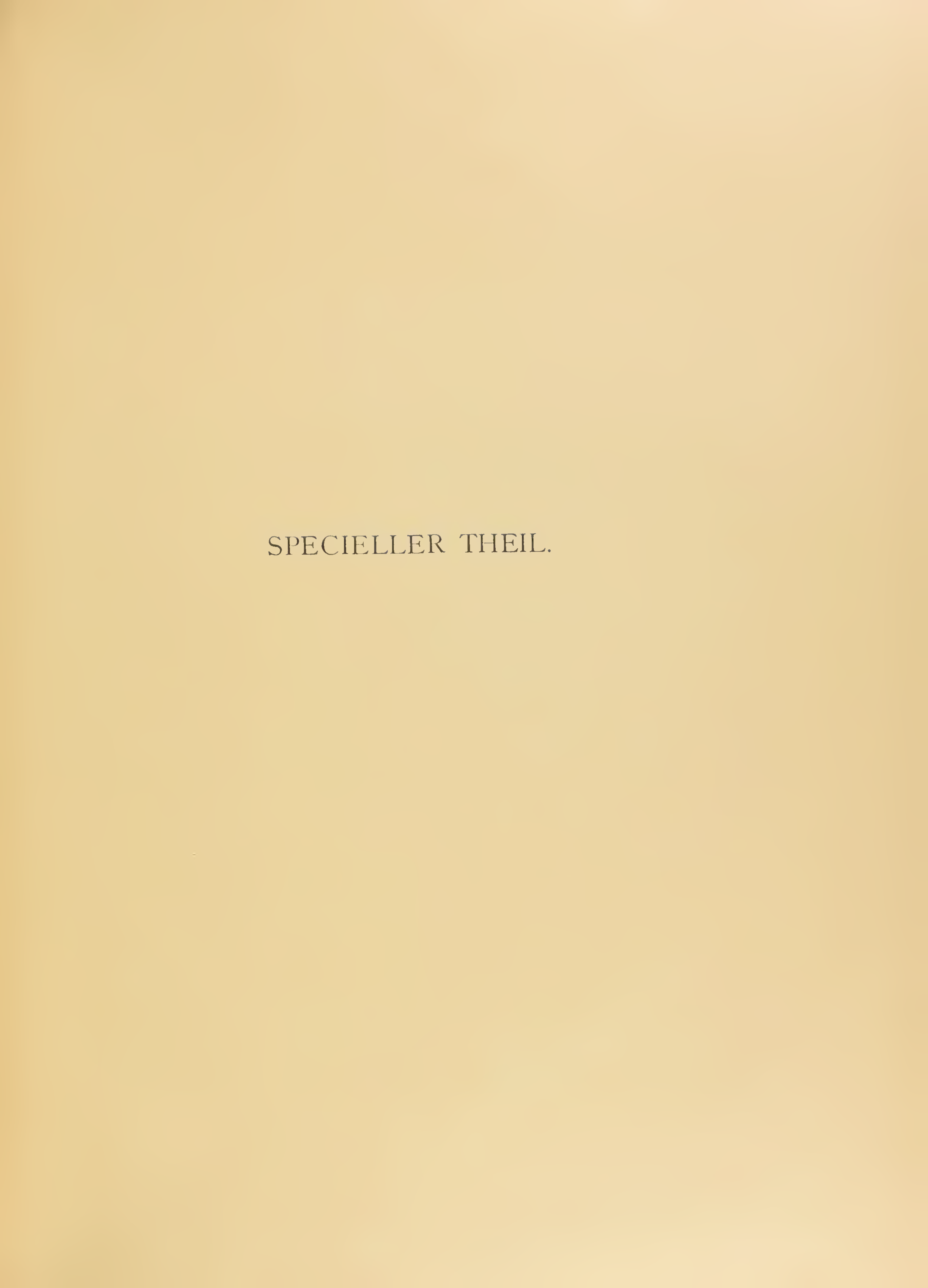
die Ansatzstellen für die Spannung des Paukenfelles. Ein solcher Ring fehlt aber den Vögeln. Sodann, und das ist eine typische Erscheinung, bildete die Membrana tympani bei der vorigen Gruppe ein durch die Spitze des Hammerstiels nach innen gezogenes Grübchen, einen Nabel. Beim Vogel ist das gerade umgekehrt; denn bei ihm steht das Trommelfell stets wie ein kleines Zeltchen nach außen. Man kann also dort von einem concaven und hier von einem convexen Paukenfelle reden. War jene Abweichung schon merkwürdig genug, so bringt uns das Innere der Paukenhöhle eine noch größere Überraschung. Wir entdecken nämlich, dass von dem complicirten dreitheiligen Knochenapparate nur noch ein einziges Knöchelchen von wunderbarem Bau, und zwar das Analogon des Steigbügels, die Columella, übriggeblieben ist. Ihr allein also liegen von nun ab jene wichtigen Funktionen ob, Schallwellen durch die Fenestra ovalis in das Labyrinthwasser nach den Nervenendungen zu leiten. Im Übrigen stehen Schnecke und die drei halbkreisförmigen Bögen noch auf der Stufe vollendetster Beschaffenheit.

Kriechthiere und Lurche. Mit dieser variablen Gruppe langen wir bei den nur mittelmäßigen und schlechten Hörern an. Die Feinhörigsten unter ihnen mögen die Eidechsen und Krokodile sein, welche letzteren sich sogar zu einem dem Außenohr ähnlichen Gebilde, bestehend aus zwei fleischigen nach Art der Augenlider geformten Lippen aufschwingen. Allen Übrigen fehlt die Ohrmuschel gänzlich. Viele Mitglieder dieser dritten Abtheilung besitzen noch Trommelfell und Paukenhöhle, ebenso eine und zwar ganz besonders langgestreckte Columella. Solche Arten hören ziemlich gut, und der Bau ihres Ohres gleicht noch in ganz frappanter Weise dem der Vögel. Anderen wieder, z. B. den Schlangen, fehlt das Trommelfell und die Paukenhöhle, ja sogar die Tuba Eustachi. Ihre neben dem Labyrinth gelegene, nur als kleiner flaschenförmiger Anhang erscheinende Schnecke ist erst im Entstehen begriffen. Die Besitzer solchen Gehörorganes hören nur schlecht. In der Mitte stehen die Lurche, denen ja auch noch eine umfangreiche Stimmengabe beschieden ist, welche stets ein leidliches oder gutes Gehör voraussetzen lässt. Sie sind auch im Besitze des Labyrinth's, theilweise auch einer Paukenhöhle mit Trommelfell sowie einer kurzen Eustachischen Röhre. Und obgleich ihre Trommelhöhle nicht mehr völlig von knöchernen Wänden umschlossen ist, so enthält sie dennoch ein gut ausgebildetes Columella-Knöchelchen, wodurch sie ihre Träger zu den mittelmäßigen Hörern gesellt. Durch solche vielseitigen anatomischen Eigenschaften lassen sich in dieser Gruppe die verschiedensten Gehörleistungen constatiren. Obenan stehen die Echsen, dann folgen die Schildkröten, die Lurche und endlich die Schlangen.

Fische. Wir sind beim niedrigsten Gehörorganismus der Wirbelthier-Classe angelangt. Den Fischen fehlt der größte Theil der zum Hören scheinbar aller-

nothigsten Organe. Sie haben nicht nur kein Trommelfell und kein einziges Gehörknöchelchen mehr, folglich auch kein ovales Fensterchen als Labyrinth-Eingang, sondern ihnen mangelt auch sogar der äußere Gehörgang und dessen Mündung nach außen. Das innere Ohr communicirt also nicht mehr durch eine Röhre mit der Außenwelt, sondern es wird zum größten Theile von der Schläfenschuppe (Os squamosum) und den umliegenden Knochen umschlossen. An die Wandungen dieser Knochenpartien lagert sich sodann das Labyrinth nur ganz leicht an, ohne wesentliche Einsenkungen auf deren Oberflächen hervorzurufen. Wir sehen hier im Fischohr die ersten Anfänge, gewissermaßen den ersten Begriff eines Labyrinths, also eines höher entwickelten Ohres entstehen, da sich an ein einfaches Säckchen bereits die drei halbkreisförmigen Bogengänge angefügt haben. Im Säckchen dieses häutigen Labyrinths befinden sich immer ein oder mehrere steinharte Gebilde aus kohlensaurem Kalk und von namhafter Größe. Es kann wohl kein Zweifel mehr darüber bestehen, dass die mit einem so primitiv ausgestatteten Gehörorgan versehenen Fische zu den schlechtesten Hörern unter den Wirbelthieren eingereiht werden müssen.

Ich habe es mir nicht vorenthalten wollen, selbst auf die Gefahr hin, dass es den Anschein haben könnte, als gehörten meine obigen Auslassungen nicht strikte in den Rahmen dieser Arbeit, das Ohr unserer vier Wirbelthier-Ordnungen durch nur flüchtige Beschreibungen zu charakterisiren, um auf diese Weise eine ganze Stufenleiter von Organentwicklung und correspondirendem Hörvermögen beispielsweise zur Anschauung zu bringen. Wir sahen deutlich, wie sich das Gehörorgan classenweise und von innen nach außen entwickelte; wie beim Fisch fast nur das häutige Labyrinth vorhanden war, wie im Reptil und Vogel die Paukenhöhle hinzutrat, und wie sich als erstes Gehörknöchelchen die Columella zum Verschlusse der Fenestra ovalis resp. als erster Vermittler zwischen Labyrinth und Außenwelt einfand. Wir sahen weiter, wie sich auch ein äußerer Gehörgang zu entwickeln begann, wie sich ferner bereits beim Krokodil und den Eulen Anfänge eines Außenohres, einer Ohrmuschel zeigten, bis wir schließlich beim höchstorganisirten Säugethier-Ohr anlangten. Und in dem gleichen Verhältnisse, wie die Ausbildung der einzelnen Organe fortschritt, mit ihnen der ganze Gehörorganismus sich vervollkommnete, fanden wir auch, wie die Feinheit der Gehörempfindung gruppenweise Schritt hielt resp. zunahm. So kann es wohl keinem Zweifel mehr unterliegen, dass sich wie überall, auch beim Ohr, Vollkommenheit der Ausgestaltung eines Organes mit höchster Leistungsfähigkeit desselben und umgekehrt, Mangel an Durchbildung mit geringer Functionsäußerung decken.



SPECIELLER THEIL.



DIE COLUMELLA.

(COLUMELLA AURIS.)

Lage. Wenn man das Vogelohr öffnet und zwar zunächst durch einfaches Abstreifen der Kopfhaut, so wird man, am Rande der Ohröffnung angelangt, die Beobachtung machen können, dass von hier ab die verhältnissmäßig starke Haut bedeutend dünner geworden, sich auch fester angeheftet und nach innen zu plötzlich zur feinsten Membrane umgewandelt hat. Durch vorsichtiges Durchtrennen der ringförmigen Randstelle lässt sich nunmehr leicht und ohne weiteres Schneiden ein locker anliegendes dünnes Säckchen, die Auskleidung des äußeren Gehörganges, herausziehen. Ist dies geschehen, so hat man bei der Kürze des Gehörkanals in den meisten Fällen das Trommelfell zur freien Ansicht blosgelegt. Wie bereits im Vorhergehenden erwähnt, stellt sich das Trommelfell stets als ein kleines nach außen gedrängtes Zeltchen dar. An der Spitze dieses Zeltchens kann man einen kleinen harten Gegenstand fühlen, welcher dem glatt, aber locker gespannten Paukenfell seine convexe Form verleiht. Wie ferner schon bemerkt, haben die Vögel keinen Paukenring, an den sich das Trommelfell anheften könnte, vielmehr spannt sich dasselbe direkt zwischen den Wandungen diverser Knochen. Es sind dies meist folgende:

a) die Pars basilaris des Keilbeins,

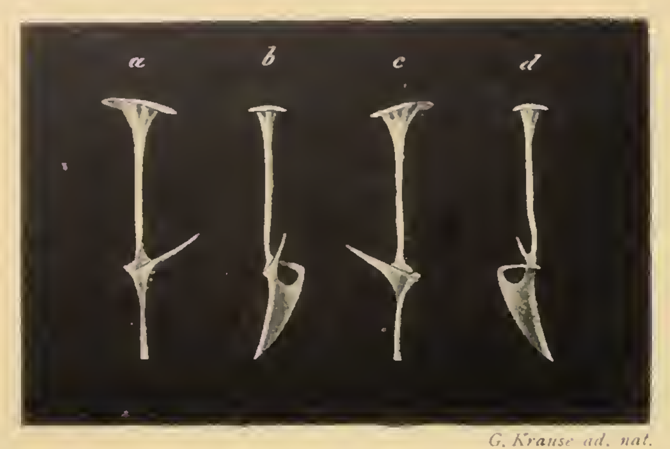
b) das Hinterhauptsbein, das Os occipitale resp. sein oberer Gelenkstückstheil des Außenrandes,

c) der hintere Untertheil der Schläfenschuppe, Os sqamosum, (des Geoffroyschen Scheitelbeines) und häufig auch

d) die Hinterfläche des vielumstrittenen Quadratbeines, Os quadratum.

Rings herum bildet das feine Trommelhäutchen einen vollkommen pneumatischen Verschluss, und wenn man es mit einer feinen Nadel durchsticht, so hört man im selben Moment ein leises Knacken, das Zeichen der Sprengung eines, hier also unter dem Drucke der Nadel befindlichen gut verschlossenen und nunmehr frei werdenden Hohlraumes. Beim weiteren Öffnen der Membrane ragt zunächst eine merkwürdige Knorpelbildung aus der Mitte der Paukenhöhle empor. Es ist jener

harte Gegenstand, der uns vorhin als centrale Stütze des Zeltchens schon von außen auffiel. Dieser Knorpel, welcher bei den verschiedenen Species ebenso verschiedene Formen aufweist, dient dem Columella-Knöchelchen als Sockel und Ansatzstelle.



Columella mit Knorpelansatz (Corvus cornix, L.)
a, von vorn; *b*, von unten; *c*, von hinten; *d*, von oben, der rechten Seite.
Vergrösserung 4 : 1.

Gadow unterscheidet daran drei Knorpel-Fortsätze, nämlich:

a) den Processus supracolumellaris an der oberen Wand der Paukenhöhle nahe dem Paukenfell,

b) den Processus extracolumellaris, an der Mitte des Paukenfells, und

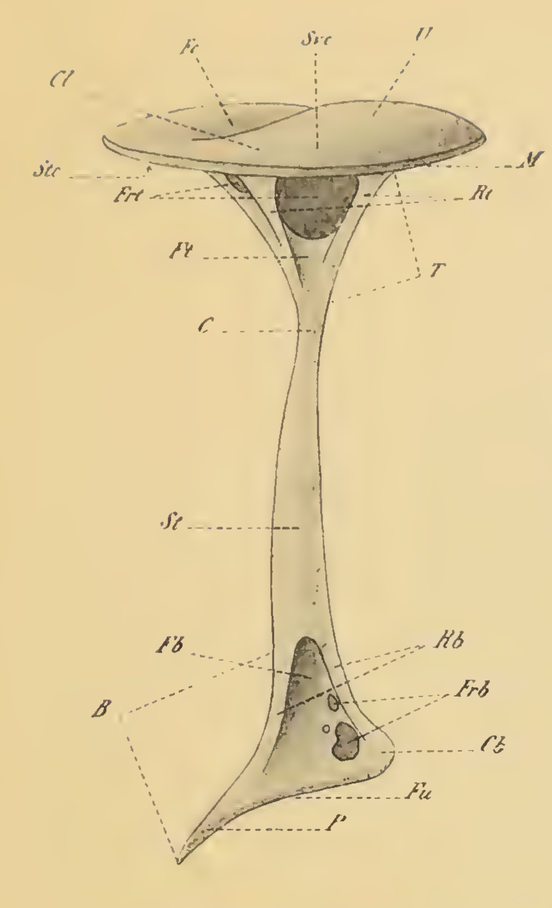
c) den Processus infracolumellaris, welcher nach unten gerichtet ist.

Die beiden letzten Fortsätze sind nach Ansicht des genannten Forschers Homologien des Manubrium resp. Processus Folianus am Hammer (Malleus) der Säugethiere. Sogar ältere Anatomen haben sich schon über die Bedeutung und Homologie dieses Knorpels ausgelassen. So schwingt sich Platner zu folgender Deduction auf: »Die Bedeutung des der Columella aufsitzenden, gegen das Trommelfell gerichteten Knorpels bleibe hier dahingestellt; jedenfalls ist so viel gewiss, dass die Gehörknöchelchen der Säugethiere ihrer Entstehung nach ganz andere Theile sind, als diese bei Vögeln und Amphibien sich findenden Knorpel.« Ohne hierauf weiter einzugehen, sei ferner ganz kurz bemerkt, dass sich an diesen Knorpel zwei dünne, in der Jugend geschmeidige, im Alter häufig knorpelig werdende Bänder anheften. Die eine Bandmasse, der Paukenfellspanner, kommt vom unteren Theile des Os occipitale und heftet sich theils an das Trommelfell selbst, theils an die Hinterseite des Knorpels. Das andere sehr elastische Bändchen fügt sich auf der vorderen, also entgegengesetzten Seite ein, um sich hinüber nach dem Paukenhöhlengelenk des Os quadratum zu spannen. So wirken sich diese beiden Sehnen genau entgegen und bilden ein naturgetreues Analogon des Ligamentum Mallei anterius und posterius beim Menschen resp. Säugethier, wobei der Gehörknöchel-Mechanismus in seiner frei stehenden Lage bestmöglichst festgehalten wird, ohne seine Mobilität und diesbezügliche unentbehrliche Empfindlichkeit einzubüßen. Denn hebt der Vogel den Oberkiefer an, so verschiebt sich das Quadratbein und zieht an dem elastischen Bändchen; im gleichen Moment aber tritt auch vis à vis der Paukenfellspanner in regulirende Thätigkeit. Durch solchen Ausgleich bleiben die Organe Trommelfell, Knorpel und Columella in stets gleichmaßiger Verfassung resp. Lage.

An dieser Stelle will ich es nicht versäumen, eines merkwürdigen, fast möchte ich sagen mysteriösen Knochengebildes Erwähnung zu thun. Dieses Knöchelchen — noch viel kleiner als die Columella — ist das winzigste im Vogelkörper, und es scheint dazu berufen zu sein, die Anatomen und Forscher in Verlegenheit zu setzen. Es ist das von Meckel und Parker mit dem Namen »Os tympanicum« bezeichnete pygmäenhafte Knochenfigürchen, welches aber, was ich hier ganz speciell betonen will, mit dem Weber'schen Paukenbein oder der Lamina tympani Bernsteins durchaus nicht verwechselt werden darf, und das ich, um weitere Irrthümer zu vermeiden, Ossiculum tympanicum genannt habe. Auf Taf. IV, Fig. 8a. habe ich das einzige von mir, und zwar im Ohre des Gypaëtus barbatus gefundene Ossiculum tympanicum abgebildet. Das winzige Knöchelchen fußte inmitten einer Knorpelsäule am Ansatzknorpel der Columella und in nächster Nähe des Trommelfelles. Obgleich ich nun so glücklich war, in beiden Paukenhöhlen des betreffenden Lämmergeiers dieses strittige Objekt herauszupräpariren, sollte es mir bei allen meinen späteren Untersuchungen an anderen Vogelschädeln nicht mehr beschieden sein, weitere Ossicula tympanica aufzufinden. Dem sehr verdienten Dr. Hugo Magnus scheint es noch schlimmer ergangen zu sein, denn er sagt in seinem vorzüglichen Buche über den Bau des knöchernen Vogelkopfes pag. 32 wörtlich: »Der von jenen (Meckel und Parker) als Os tympanicum bezeichnete Knochen soll äußerst klein sein, im Grund der Paukenhöhle liegen und einem Theil des Trommelfells zum Ansatz dienen. Ich selbst habe denselben nie finden können; etc.« Da ich nun bei meinen späteren sehr gewissenhaften Untersuchungen niemals mehr Erfolg hatte, so nehme ich an, dass dieses Knöchelchen vielleicht schon bei Vögeln von mittlerer Größe verschwindet resp. eine so minimale Knochenbildung zwecklos geworden und unterblieben ist. Vergleichen wir beispielsweise einmal die Größenverhältnisse des Ossiculum tympanicum zur Columella beim Bartgeier, so ergiebt sich ein Werth von 1 : 6. Theoretisch also wären die Ossicula tympanica 6 mal kleiner als die dazu gehörigen Columellae, was unter den gleichen Bedingungen schon beim Huhn eine Größe von 0.4 mm, beim Sperling eine solche von 0.2 mm ergeben würde, ohne an die kleinsten Vogelzwerge zu denken. Da aber allen Knochen stets nur rein mechanische Aufgaben zufallen, so würde bei der mikroskopischen Kleinheit derselben davon kaum noch die Rede sein können. Wenn ich daher annehme, das jenes mysteriöse Ossiculum tympanicum nur den größten Vogelarten eigenthümlich sein mag, so dürfte ich wohl damit und im Anschluss an meine Untersuchungen keinen Fehlschluss begangen haben.

Zweck. Die Funktionen der Columella gelangen in dreierlei Weise zum Ausdruck. Erstens werden die vom Trommelfell aufgefangenen Schalloscillationen aufgenommen, zweitens werden diese nach Art eines Condensators verstärkt, und drittens

solche in verstärkter Weise dem Labyrinth übermittelt. Eine Tonempfindung wäre aber auch schon ohne die Vermittelung der Columella möglich, wenn sich auf der einen Seite nur das Trommelfell, auf der anderen die vielleicht mit feiner Membrane verschlossene Fenestra ovalis befände. Die Vibrationen des Trommelfells würden dann schon die Lufttheilchen der pneumatisch verschlossenen Paukenhöhle in genügende Schwingung zu setzen vermögen, um die kleine Labyrinth-Membrane zu instimuliren. Auf diese Weise würden sich aber nur sehr starke Töne vernehmen lassen. Ist jedoch, wie hier bei den Vögeln eine direkte Verbindung mit Hülfe der Columella vorhanden, wo einerseits das Trommelfell durch den Knorpel, andererseits das Labyrinthwasser durch die ringförmige Membrane im ovalen Fensterchen innig mit dem Knöchel verbunden ist, so sind alle Bedingungen zur besten Oscillations-Übertragung resp. größten Feinhörigkeit gegeben. Damit wäre also die erste und dritte Funktion, Aufnahme und Abgabe der Wellenbewegungen, erfüllt. Die Columella soll aber auch die Schwingungs-Energie verstärken, und das noch unter erschwerten Umständen sowie aus folgenden Gründen. Lufttheilchen zeigen verhältnissmäßig große Amplituden ihrer Wellenbewegungen, besitzen aber wegen ihrer geringen Dichtigkeit ein sehr geringes Trägheitsmoment. Wenn sie daher an das Trommelfell anprallen, so wird ihnen dasselbe einen großen Widerstand leisten, und sie werden folglich auch keine allzu großen Erschütterungs-Erscheinungen auf dessen Hautfläche hervorzurufen im Stande sein. Noch viel ungünstiger gestaltet sich der analoge Fall beim Wasser, hier also dem Labyrinthwasser. Es ist viel schwerer und immobiler als die Luft, und soll es in gleicher Weise durch Schalloscillationen in Bewegung gesetzt werden, so sind dazu viel größere Kräfte nöthig. Außerdem werden auch bei der ungleich größeren Dichtigkeit des Wassers die Amplituden seiner Schwingungen bedeutend kleiner ausfallen, aber sich noch als genügend kräftig erweisen, um die wunderbar feinen Nervenendungen empfindlich in Erregung zu versetzen. Damit nun diese großen Schwierigkeiten ohne Schmälerung der Feinhörigkeit überwunden werden können, findet eine Energievermehrung, oder richtiger gesagt, eine Concentration derselben statt, welche sich auf folgende einfache Weise in der Columella vollzieht. Das der Luft ausgesetzte Trommelfell besitzt eine um 15—20 mal größere Außenfläche, als die im Labyrinthwasser liegende Innenfläche der Columellen-Scheibe. Es wird also die vom Trommelfell aufgefangene Oscillations-Energie im Werthe von 15—20 Einheiten an die Columella abgegeben werden, hier möglichst concentrirt und so gegen das um ebenso viel mal kleinere Scheibchen in die Fenestra ovalis resp. das Labyrinthwasser gesandt. So wurden alle durch die leichten Luft- und schweren Wasser-Oscillationen hervorgerufenen Eventualitäten auf einfache, aber bewunderungswürdige Weise aus dem Wege geschafft.



Terminologie (nach Krause).

Cl. *Clipeolus (ossis columellae)* — Scheibe;
Svc. *Superficies vestibularis clipeoli (o. c.)* — Obere Scheibenfläche;
Stc. *Superficies tympanica clipeoli (o. c.)* — Untere Scheibenfläche;
Fc. *Fossa clipeoli (o. c.)* — Scheibengrube;
U. *Umbo clipeoli (o. c.)* — Scheibenbuckel;
M. *Margo clipeoli (o. c.)* — Scheibenrand;
T. *Tuba (o. c.)* — Trichter;
Rt *Ramuli tubae (o. c.)* — Trichterästchen;
Frt. *Foramina tubae (o. c.)* — Trichterlöcher;
Ft. *Fossa tubae (o. c.)* — Trichtergrube;
C. *Collum (o. c.)* — Hals;
St. *Stipes (o. c.)* — Stiel;
B. *Basis stipitis (o. c.)* — Fuss;
Rb. *Ramuli baseos (o. c.)* — Fussästchen;
Fb. *Fossa baseos (o. c.)* — Fussgrube;
Frb. *Foramina baseos (o. c.)* — Fusslöcher;
Cb. *Condylus basilaris (o. c.)* — Fussansatz;
P. *Processus basilaris (o. c.)* — Fussfortsatz;
Fu. *Fundus (o. c.)* — Grundfläche.

Bau. Obgleich schon, wie wir soeben gesehen haben, eine einfache Knochenbrücke zur Übertragung genügt hätte, so belehrt uns ein kurzer Blick auf den differenzirten Bau der Columellen, dass sich je nach dessen Ausgestaltung bessere oder geringere Effecte der Feinhörigkeit vermuthen lassen. Betrachten wir uns zunächst die Gestalt dieser Knöchelchen, und wir werden finden, dass sie alle ohne Ausnahme die Form kleiner Hutpilze besitzen. Daher zerlege ich dieses Organ in zwei Haupttheile: a) den Stiel oder Stamm (Stipes ossis columellae) und b) das Scheibchen oder Schildchen (Clipeolus ossis columellae).

Der Stiel (Stipes ossis columellae).

Der Stiel oder Stamm ist im allgemeinen ein sehr langgestreckter und bis auf wenige Ausnahmen stets hohler cylindrischer Körper. An seinen beiden Endtheilen verbreitert er sich mehr oder weniger und bildet so einerseits an der Knorpel-Ansatzstelle das Fußende, die Basis stipitis, andererseits die trichterförmige Verbindungsstelle mit dem Scheibchen, die Tuba. Der Durchschnitt des Stielchens ist ebenso verschieden wie sein Umfang. Tagraubvögel, Hühner und Papageien sowie einige Schwimmvögel haben stets drehrunde Stämmchen (Taf. I, Fig. 7, 8, 11, 13, 14;

Taf. II, Fig. 10 bis 16; Taf. III, Fig. 4, 10, 13, 18, 22, 24; Taf. IV, Fig. 2, 5, 6, 8). Bei den meisten Kleinvögeln, den Hähern und Krähen gleicht der Querschnitt einem unregelmäßigen Vieleck, wie uns Taf. II, Fig. 1, 3, 4, 5, 9, 18; Taf. III, Fig. 5; Taf. IV, Fig. 3, 4, 9 beweisen. Bei einigen Arten ist der Stiel schraubenförmig gedreht, was bei Taf. II, Fig. 22 und Taf. IV, Fig. 4, 9 recht gut zum Ausdruck kommt, während bei der Rabenkrähe Taf. IV, Fig. 3 ein eigenthümlich faltiges Stämmchen mit verschlungener Textur zu beobachten ist. Eine recht merkwürdige Stielform leistet sich ferner der nordische Unglückshäher (Taf. II, Fig. 21) durch eine flaschenförmige Ausbuchtung, was wir nur noch einmal auf derselben Tafel bei Fig. 1, dem Stieglitz andeutungsweise antreffen. Wieder andere Arten weichen insofern von der allgemeinen geraden Säulenform ab, als ihre Stielchen in schlangenförmige Windungen ausarten; so z. B. Taf. I, Fig. 11; Taf. III, Fig. 6, 15, 17, 18 und 21. Es kommen aber auch noch scheinbar konische Stammformen vor, und zwar dort, wo sich das Fußende derartig verlängert hat, dass es beinahe bis unter das Scheibchen ausläuft. Ein schönes Beispiel hierfür ist die Columella der Lachmöve, Taf. III, Fig. 21, oder des Flamingo, Taf. I, Fig. 10. Beim Storch (Taf. IV, Fig. 10) kommt auch noch die gegentheilige Wirkung der verlängerten Tuba hinzu, wodurch der mittlere Stammtheil nur noch wie eine sanduhrförmige Einschnürung aussieht. Geradezu abenteuerliche Figuren erblicken wir auf Taf. II, Fig. 9, 17 und namentlich auf Taf. III, Fig. 1 und 2, wo sich der Stiel zum massiven Pfeiler ausgebildet hat. Das abnormste Stammgebilde aber besitzt wohl die Columella des Guacharo Taf. III, Fig. 12, deren Säule nur noch einem in der Längsrichtung halbirten Cylinder mit dünnster Wandung gleicht. Sehr verschieden ist auch der Durchmesser des Stielchens. Unter den 70 abgebildeten Arten fällt uns als dünnstämmigste die Columella des Gebirgslori (Taf. II, Fig. 16) auf; sie besitzt einen Stieldurchmesser von nur 0,05 mm bei einer Länge von 2,1 mm, mithin ein Verhältniss von 1 : 42. Als Gegentheil dieses zarten Figürchens mag uns die Columella des Guacharo (Taf. III, Fig. 12) dienen, deren Stieldurchmesser die respectable Breite von 0,45 mm bei einer Länge von 2,35 mm beträgt und somit ein Verhältniss von 1 : 5 aufweist. Die relativen Stärken der Stämme unter sich resp. gegeneinander schwanken demnach im Werthe von 1 : 8. Perforationen innerhalb der normalen Stielzone finden niemals statt, wenn wir von dem Halbirungsfalle Taf. III, Fig. 12 absehen wollen; alle eventuellen Durchbohrungen gehören lediglich der Tuba und Basis an.

Der Fuß (Basis stipitis ossis columellae).

Der Fuß der Columellen ist in den meisten Fällen ein sich verbreitender und gleichzeitig abflachender Endtheil des runden Stieles. Ihm fällt die wichtige Auf-

gabe zu, auf den Knorpel vermittelnd einzuwirken, an dessen Obertheil er mit seiner ganzen Grundfläche, dem Fundus, haftet. Stets sucht sich das Fußende durch eine möglichst umfangreiche Ansatzfläche den nöthigen Halt zu verschaffen, um so dem Ganzen ohne fremde Beihülfe als selbstständige und feste Stütze dienen zu können. Dieses Bestreben sehen wir namentlich bei sehr dünnstieligen Columellen zum Ausdruck gelangen, deren Fußende ohne Verbreiterung keinen genügenden Halt mehr finden würde. Alle solche dünnen Stielchen haben fast ausnahmslos sehr breite Fußbildungen, wie wir das an den typischen Exemplaren Taf. I Fig. 14; Taf. II Fig. 11, 13, 15, 16; Taf. III Fig. 3, 4, 7, 10, 18, 19 sehr schön sehen können. Im umgekehrten Falle tritt bei Columellen mit starken Stämmen nur eine geringe Vergrößerung des Fußes ein (Taf. I Fig. 1, 8, 12; Taf. II Fig. 3; Taf. III Fig. 13, 14, 15; Taf. IV Fig. 5), die aber bei den stärksten Stämmen auch noch wegfallen kann. Das beweist uns die bereits zu wiederholten Malen angeführte seltsame Guacharo-Columella Taf. III Fig. 12, welcher lediglich als Fuß die halbkreisförmige, aber große Bodenfläche so vollständig genügte, dass von einem fußförmigen Gebilde im obigen Sinne überhaupt nicht mehr gesprochen werden kann. Ohne sichtbaren Übergang und mit nur minimalster Ausbuchtung endet hier der weite Cylinder des Stammes auf dem Knorpel. — Die Ausgestaltung der Bodenfläche liegt in der Hauptrichtung des Knorpels, also von oben nach unten streichend; auch sie zeigt die größte Mannigfaltigkeit. In der Regel bedeckt der Fundus ein ungleichseitiges Dreieck, wovon wir uns am besten bei den Krähen Taf. IV Fig. 1, 3, 4, 9 überzeugen können. Andere Arten zeigen noch größere Abwechslung in der Form ihrer Bodenflächen, indem sie es bis zum vielzackigen Grundriss bringen können; so Taf. I Fig. 13; Taf. II Fig. 5, 17; Taf. III Fig. 1, 2, 5. — An seinem nach oben gerichteten Ende läuft der Columellenfuß in den Fußfortsatz (Processus basilaris) aus, während nach unten zu der stets kürzere und häufig runde Fußansatz (Condylus basilaris) die entgegengesetzte Seite flankirt. Beide Endgebilde können aber auch sehr zusammenschrumpfen, und dann tritt solcher Mangel fast regelmäßig auf beiden Seiten ein, wie z. B. bei Taf. I Fig. 1, 8; Taf. II Fig. 10; Taf. III Fig. 12 und Taf. IV Fig. 5, 10. Der Fußfortsatz variirt nur unwesentlich in seiner sich gleichmäßig verjüngenden und glatt nach unten oder oben auslaufenden Spitze. Ganz anders kann sich unter Umständen der Fußansatz gestalten, wenn er von seiner allgemeinen dickrunden Form (Taf. III Fig. 19—22) abweicht. Dann vermag er geradezu abenteuerliche Gestaltung anzunehmen, wie uns das der Wiedehopf an seiner auch im Übrigen so merkwürdigen Columella Taf. III Fig. 2 zeigt. Hier hat sich der sonst so kleine und häufig unscheinbare Condylus in einen außergewöhnlich langen und dünnen Sporn umgewandelt, welcher der ganzen Figur ihren monströsen Charakter verleiht.

Fast wäre man geneigt, dieses Anhängsel für den Processus zu halten. Recht lange und spitze Condyli finden wir noch auf Taf. IV Fig. 1, 3 und 7.

Verlassen wir nun die zur Grundfläche gehörenden Theile und wenden wir uns jetzt zur mittleren und oberen Zone des Columellenfußes, so fällt uns zunächst bei vielen Arten eine in der Fußmitte sich ausdehnende Vertiefung von stets dreieckiger Form bei größerem oder kleinerem Umfange auf. Diese Grube (Fossa baseos) ist nach meinen Untersuchungen ein Relict ehemaliger Pfeilerbildung, in deren Mitte sie ursprünglich lag. Wenn wir uns die Exemplare auf Taf. I Fig. 4, 7, 10; Taf. II Fig. 16, 17, 20; Taf. III Fig. 2, 3, 20, 21 und Taf. IV Fig. 1, 3, 4 und 9 betrachten, so werden wir eine ganze Muster-Serie solcher Fußgruben finden. Besonders schön treten die Pfeilerchen oder Fußästchen (Ramuli baseos) dort hervor, wo die von ihnen umschlossene Fossa durchbrochen erscheint, wie z. B. auf Taf. I Fig. 4 und hauptsächlich bei Taf. II Fig. 16, deren Pfeilerchen fast ganz isolirt dastehen. Je nach der Beschaffenheit des Fußes können auch zwei oder mehrere Gruben entstehen, was durchaus nicht selten vorkommt. So zeigt uns Taf. III Fig. 6 eine Columella mit zwei besonders hübsch entwickelten Gruben, und bei Taf. I Fig. 11 können wir einen ganzen Kranz von Pfeilern und entsprechenden Gruben verschiedenster Größe wahrnehmen.

Viele Columellen besitzen außer der bereits erwähnten totalen Perforation des Grubentheiles sogenannte, nur die eine Knochenwand durchdringende Fußlöcher (Foramina baseos). Bei der tympanalen isolirten Lage, sowie durch seine Kleinheit bedingten Leichtigkeit des Columella-Knöchelchens ist die Annahme von Pneumaticitätsgründen, wie solche im übrigen Vogelskelett obwalten, belanglos geworden, zumal diese Löcher mitunter ungeheure Dimensionen annehmen. Die größten und vorwiegend ovalen Öffnungen finden wir bei dickstieligen Columellen mit schwach entwickeltem Processus und Condylus (Taf. I Fig. 8; Taf. IV Fig. 5, 10) und ohne jede Pfeilerspur. Manchmal liegen die Fußlöcher auch in der Fossa wie bei Taf. IV Fig. 8. Sind sie aber nur klein, so treten sie meist in größerer Anzahl auf, wie uns das Taf. I Fig. 11; Taf. III Fig. 20 und Taf. IV Fig. 2 und 3 beweisen. Sehr interessant ist ihre Anordnung bei Taf. I Fig. 12, wo sich in dem langgestreckten Fußende eine mit Löchern besetzte Falte gebildet hat.

Der Hals (Collum ossis columellae).

Der Hals ist einer von denjenigen Theilen, dessen Constatirung vielfach ebensolche Schwierigkeiten verursacht, wie seine genaue Abgrenzung vom Ganzen. In den meisten Fällen tritt ohne merkbare Scheidelinie eine Verjüngung des Umfanges ein, und von da ab ist man dann geneigt, die enger resp. schmäler gewordene Zone

mit »Hals« zu bezeichnen. Es bleibt daher fast immer reine Gefühlssache zu sagen, wo der Hals anfängt und wo er endigt. So ist es auch bei der Columella. Eine jede hat logischer Weise einen solchen, aber bei nur wenigen ist er augenscheinlich. Am besten erkennen wir ihn Taf. I Fig. 12 und Taf. II Fig. 12, 17 und 21; er bildet den dünnsten Theil des Stielchens.

Der Trichter (Tuba ossis columellae).

Der Trichter oder die Trompete bildet gewissermaßen das Pendant zum Fußende, nur mit dem Unterschiede, dass hier die übermittelte Oscillationsenergie in verstärkender Weise verarbeitet und so der Scheibe weitergegeben wird. Wegen dieser höchst wichtigen Function ist die Tuba einer der werthvollsten Theile des Stieles geworden. Sie nimmt am Halse ihren Anfang und endet, sich immer mehr verbreiternd, an der Scheibenunterfläche. Nur bei Columellen mit großen und dünnwandigen Scheiben ist sie zu einem winzigen konischen Übergangstheilchen zusammengeschmolzen und wie Taf. II Fig. 12 kaum noch als solche zu erkennen. Bei Exemplaren aber mit kleinen und dicken Schildchen kann sie zu ungeheurem Umfang und besonderer Länge anwachsen. Besonders zeichnen sich in dieser Beziehung die flachscheibigen Formen mit dickem Stiel aus, wie Taf. I Fig. 6; Taf. II Fig. 7, 17, 19; Taf. III Fig. 12 und Taf. IV Fig. 8, deren Tuben mächtige, bis an den Scheibenrand auslaufende Hohlräume umschließen. Bei solchen Columellen verlaufen die Wandungen des Trichters glatt und rund wie die eines Schallbechers. Wird aber das Stielchen dünner und die Scheibe breiter oder gewölbter, wie z. B. bei Taf. III Fig. 3 und 10, so faltet sich die Tuba in der Längsrichtung, und es entstehen nun genau solche Pfeilerchen, die Trichterästchen (Ramuli tubae), wie am Fußtheile, nur mit dem Unterschiede, dass sie hier viel schöner zur Ausbildung gelangen. Je mehr sich diese Ästchen entwickeln und ausbreiten, um so tiefer und gleichzeitig dünnwandiger gestalten sich die dazwischen liegenden Trichtergruben (Fossae tubae). In diesem Stadium zeigen die eben erwähnten dünnwandigen Gruben bei allen Collumellen die ausgesprochene Neigung, Löcher oder Fensterchen, Trichterlöcher (Foramina tubae), zu bilden. Wir können ihr Entstehen genau an den Figuren der Tafeln verfolgen. Die Hauptzone ihres Auftretens liegt naturgemäß dort, wo die Ästchen am weitesten auseinander gehen, also direct an der Scheiben-Unterfläche. Hier sehen wir bereits kleine Perforationen entstehen, wenn die Faltung noch sehr seicht und flach erscheint, wie bei Taf. II Fig. 2, 3 und namentlich Fig. 9, wo eine ganze Fensterreihe unter dem Schildrande hervorlugt. Noch interessanter ist die Columella auf Taf. I Fig. 8, deren Schalllöcher mit beinahe architectonischer Regelmäßigkeit und Schönheit angeordnet sind. Trennen sich aber

die Pfeiler durch immer größere Ausdehnung der Fensterchen so vollkommen, dass sie zu wirklichen Ästchen werden, so entstehen jene außerordentlich feinen Knochengebilde, welche wir in der Gruppe der besten Feinhörer auf Taf. I bewundern können, und deren untere Scheiben- und Tubenentwickelung ich bei Fig. 9—13 noch separat gezeichnet habe. Wir werden auf diesen sehr instructiven Unteransichten (speciell bei Fig. 12) sowohl die Bildung der Trichtergruben (Fossae tubae) als auch der verschieden entwickelten Tubenlöcher (Foramina tubae) verfolgen können. Nehmen aber diese Öffnungen immer noch weiter an Ausdehnung zu, so dass sie bis hinunter an den Hals reichen, wie bei Taf. I Fig. 3, 6; Taf. II Fig. 7, 19; Taf. III Fig. 15 oder Taf. IV Fig. 6 und 10, so können sie die Trichterhöhle genau so bloslegen, wie jenes riesige Foramen tubae — denn lediglich ein solches ist es gewesen —, welches bei der Guacharo-Columella auch noch den ganzen Stamm in Mitleidenschaft gezogen resp. halbirt hatte. Es giebt aber auch noch eine andere und viel seltener auftretende Art von Durchbohrungen. Diese liegen nicht wie üblich auf dem Grunde der Fossa, sondern an beliebiger Stelle in der glatten Wandung der Tuba. Meist sind es winzig kleine Poren von 0,01 bis 0,05 mm Durchmesser wie bei Taf. I Fig. 5, 8 und Taf. IV Fig. 8. Auf letzterer Figur, der Columella des Bartgeiers, treffen wir aber außer der Anzahl kleiner Porenlöcher noch zwei riesige Exemplare dieser seltenen Perforationen an, deren Querdurchmesser 0.4 mm und Längsdurchmesser 0,78 resp. 0,84 mm beträgt. Bei dieser Gelegenheit möchte ich endlich noch jener beiden Exemplare auf Taf. II Fig. 8 und 17 gedenken, deren durch Perforation entstandene Form uns in auffallender Weise an den Steigbügel (Stapes) des Menschen und der Säugethiere erinnert, als dessen Analogon die Columella der Vögel ja ganz zweifellos gelten muss.

Das Scheibchen (Clipeolus ossis columellae).

Das Scheibchen oder Schildchen stellt die Verschlussfläche resp. Thür zum ovalen Labyrinthfensterchen dar, genauso wie es bei der menschlichen Steigbügelscheibe der Falle ist. Ich muss dabei nochmals auf das am Schlusse des vorigen Absatzes Gesagte zurückkommen, weil ich annehme, dass bei einer so klar auf der Hand liegenden Homologie zweier Organe wie Stapes und Columella eigentlich gar keine Identitätszweifel mehr bestehen könnten. Und dennoch bestehen solche. So sagt z. B. William Marshall in seinem Buche über den Bau der Vögel (Leipzig 1895, Weber) pag. 130 an der einzigen Stelle, wo er die Columella der Reptilien und Vögel kurz erwähnt, dass sie »dem als Ambos bezeichneten Knöchelchen des Menschen und der Säugethiere« entspräche, nachdem er ibidem pag. 49 wörtlich anführte, »dass bei ihnen (den Vögeln) das Quadratbein zum Ambos und das

Gelenkstück (des Unterkiefers) zum Hammer geworden ist. Ganz abgesehen von diesem Dilemma kann ich mich weder der einen noch der anderen Annahme dieses Forsches anschließen, da ich auf Grund meiner Untersuchungen die feste Überzeugung gewonnen habe, dass, falls überhaupt die Identität der Columella mit einem der drei menschlichen Gehörknöchelchen festgestellt werden soll, hierbei nur allein der Steigbügel in Frage kommen kann. Dass ich aber diese Streitfrage an dieser Stelle erörterte, geschah deswegen, weil sie als unbedingt zum Thema gehörig betrachtet werden muss.

Wenn wir uns die Columella-Scheiben betrachten, so werden wir finden, dass sie wohl von relativ verschiedenen Dimensionen, aber sämmtlich von mehr oder weniger ausgeprägt ovaler Form sind. Diese Thatsache erscheint ganz erklärlich, wenn wir daran denken, dass die Scheibchen doch genau in die Öffnung der Fenestra ovalis passen müssen. Nur die schlechtesten Hörer haben runde und dabei kleine Scheiben wie Taf. III Fig. 16 und 17. Ich habe das Schildchen wieder in zwei streng von einander geschiedene Hauptzonen eingetheilt, nämlich in die dem Labyrinth zugewendete obere Scheibenfläche (Superficies vestibularis clipeoli) und die der Paukenhöhle zugekehrte untere Scheibenfläche (Superficies tympanica clipeoli). Der ersteren fällt die wichtigste Rolle von beiden zu, der directe Verkehr mit dem Labyrinthwasser. Daher ist auch die Form dieser Fläche je nach dem Feinhörigkeitsgrade des betreffenden Individuums so außergewöhnlichen Modificationen unterworfen, dass man thatsächlich nicht zwei Vogelspecies finden wird, deren Columellenscheiben sich in ihren oberen Flächen glichen. Je größere Hohlräume sich hinter der Tuba bilden, oder, was dasselbe ist, je mehr sich die Scheibenoberfläche zu einem Resonanzgewölbe auftreibt, desto besser wird die Feinhörigkeit werden. Wir können eine Anzahl solcher typischer Columellenscheiben mit stark convexer Oberfläche auf Taf. I Fig. 9—13 sehen. Sie stehen dadurch, ganz abgesehen von ihren sonstigen das Hörvermögen fördernden Eigenschaften, auf der höchsten Stufe der Ausbildung. Zweifellos unerreicht aber bleibt in dieser Feinhörergruppe die Columella der Schleiereule (Fig. 9), deren durch eine ungeheure hutförmige Auftreibung gebildeter Hohlraum an verschiedene Musikinstrumente erinnert, und deren Foramina tubae dann die *f*-Löcher vertreten würden. Sind Eulen so wie so schon von fabelhafter Feinhörigkeit, so nimmt die Schleiereule, die man eigentlich niemals trotz aller Vorsicht und Raffinement unbemerkt beobachten kann, unter ihnen in dieser Sinnesthätigkeit die allererste Stelle ein. Die Lösung dieser schon längst bekannten Thatsache finden wir jetzt vielleicht im Bau der Columella, deren aufgetriebene Scheibe gleich einer dünnwandigen Luftblase tief in das Labyrinthwasser hineinsteht und von hier aus die Oscillationen radial auszusenden vermag.

Ich gelange nun zu den specielleren Details der Oberflächengestaltung. Da ist es zunächst der Scheibenbuckel (Umbo clipeoli), dessen ich wegen seiner verschieden Lage, Größe und Gestalt gedenken möchte. Wie wir soeben sahen, nimmt er bei Feinhörern die ganze Oberfläche ein; ist aber solche ausnahmsweise groß, wie beim Steinkäuzchen Taf. I Fig. 1, so faltet sie sich in einzelne Wülste. Bei vielen Arten verschiebt sich der Buckel auf eine Seite, wie bei Taf. I Fig. 4; Taf. II Fig. 4; Taf. III Fig. 10 oder Taf. IV Fig. 3. Bei wieder anderen Exemplaren bedeckt eine Anzahl kleinerer Buckel die Scheibenoberfläche und verleiht ihr so das Aussehen einer winzigen Gebirgslandschaft (Taf. II Fig. 16 und Taf. IV Fig. 1). Ganz vereinzelt aber steht die Columella des Mäusebussard (Taf. IV Fig. 5) da, deren Buckel aus einer dreifachen Terrassenformation besteht.

Nächst diesen erhöhten Gebilden interessiren uns die vielgestaltigen Scheibengruben (Fossae clipeoli). Bei stark convexen Scheiben sind sie zumeist nur Producte einer Buckelfaltung. Steht jedoch der Buckel seitlich, so finden wir immer (wie bei allen oben als Beispiel angeführten Exemplaren) auf der dem Buckel gegenüber liegenden Seite eine Fossa. Große und flachscheibige Columellen besitzen mitunter nur einen kleinen Nabel wie Taf. II Fig. 10, meist aber umfangreichere Gruben, welche häufig die ganze Scheibe zur concaven Fläche umgestalten. Dabei senkt sich die Vertiefung von oben in die stets kleine Tuba ein (Taf. II Fig. 12). Dasselbe geschieht auch bei Schlechthörern mit massiver Tuba und kleiner Scheibe (Taf. III Fig. 13, 16, 22, 23). Die Scheibengrube sendet auch manchmal strahlenförmige Gräben aus wie bei Taf. II Fig. 13, 15, 22; Taf. III Fig. 7 und Taf. IV Fig. 4, oder sie legt sich ringförmig um den centralen Buckel, wie es bei Taf. II Fig. 3, 21 und Taf. III Fig. 5 deutlich zu sehen ist. Schließlich tritt sie, genau wie es die Buckelform that, gleichfalls in mehreren kleinen Exemplaren auf. Taf. I Fig. 3 sowie Taf. II Fig. 2 und 6 zeigen uns einige dieser seltenen Erscheinungen in ihren verschiedensten Formen, wobei wir die Wahrnehmung machen werden, dass sich die Grübchen aller um den Rand herum gruppirt haben.

Schließlich bleibt noch der Rand (Margo clipeoli) zu erwähnen übrig. Am deutlichsten ist er bei flachscheibigen und dabei starkstieligen Columellen zu beobachten, wo er sich wie bei Taf. III Fig. 12 und Taf. IV Fig. 8 zu einem breiten Bande entwickelt hat. Bei allen übrigen Arten bildet er nur eine schmale Linie. Auf dieser Randlinie sitzt alsdann die feine Verschlussmembrane, welche die Scheibe mit dem ovalen Fensterchen luftdicht verbindet.

Größe. Es ist nicht immer der Fall, dass die Größe der Columellen mit der ihrer Träger in Einklang steht. Vielmehr ist dieses Verhältniss, wie meine Unter-

suchungen an circa 120 verschiedenen Vogelspecies ergeben haben, rein individueller Natur und in keine theoretischen Gesetze zu zwängen. Hier einige Beispiele:

Taf. I Fig. 6 u. 7, der große Löffelreiher und der um vieles kleinere Thurmfalke besitzen zwei gleichgroße Columellen;

Taf. II Fig. 21 u. 22, Unglückshäher und Spießente — dasselbe Verhältniss;

Taf. I Fig. 10 u. 11, der größere Flamingo besitzt eine kleinere Columella, als der um vieles kleinere Kakadu;

Taf. II Fig. 3 u. 4, Wasserralle und Sperling — dasselbe Verhältniss;

Taf. III Fig. 4, 5, 6, Krickente, Gimpel und Stadtschwalbe, drei Vögel von ganz verschiedener Größe besitzen gleichgroße Columellen, denen sich Fig. 7, der Kiebitz, mit noch kleinerem Säulchen anschließt.

Ich denke, dass diese wenigen Beispiele genügen werden, um die Hinfälligkeit der progressiven Entwickelung nach der jeweiligen Größe einer Art zu beweisen. Ganz interessant erscheinen uns aber die beiden Extreme auf Taf. IV, jenes 0,87 mm lange Figürchen Fig. 7 des Zwergstrandläufers und das daneben in einer Höhe von 9.75 mm aufragende Riesenexemplar Fig. 8 des Lämmergeiers.

Gestaltung. Die Columellen der gleichen Art sind durchaus nicht immer gleichgebildete Organe, sondern sie unterliegen, wie ich das bei allen Untersuchungen gleicher Species vorfand, häufig recht in die Augen fallenden Abweichungen. Am constantesten verhält sich die allgemeine Form, so dass der individuelle Character stets gewahrt bleibt. Stärkere Differenzen treten bei ein und derselben Art in der Größe resp. Länge auf; die größte Variabilität aber bringen die so sehr abwechselnden Foramina tubae mit den dadurch in Mitleidenschaft gezogenen Ramuli tubae hervor. Durch die Zunahme ihrer Anzahl und ihres Umfanges können sie ganz bedeutende Veränderungen schaffen, und sie sind es auch, die bereits wesentliche Unterschiede zwischen der links- und rechtsseitigen Columella ein und desselben Individuums hervorzubringen vermögen. Und dennoch bleibt trotz aller genannten mitunter recht großen Differenzen die Individualität derart erhalten, dass sich die Arten bequem auseinander halten lassen.

Der Bau und sein Einfluss auf die Feinhörigkeit. Nach dieser speciellen Topographie der Columella können wir uns jetzt auch ein gutes Bild über die Leistungen der einzelnen Theile schaffen. Vom Trommelfell resp. dem Knorpel empfing zunächst das breit fundamentirte Fußende die Gesammt-Energie der aufgefangenen Schallwellen. Im Stielchen wurden sie gesammelt und in condensirtestem Zustande durch den Hals in den Trichter gesandt. Hier tritt — aber nur bei den

Feinhörern und guten Hörern — die letzte Verstärkung ein, indem auch noch der große gefensterte Luftraum der Tuba mit ihrer akustischen Unterstützung dazu kommt. Von den inneren Wandungen der Tuba löst sich nämlich ein Theil der durch die Knochenmasse fließenden Oscillations-Energie wieder los, um den inneren Luftraum auszufüllen. Die Vibration dieser secundären Luftwellen wird nun wieder in Folge der Trichterform sowie vermöge der Ableitung schaffenden Schalllöcher vermehrt und das Gesammtproduct der Luft und Knochenleitung endlich als einheitliche gleichschwingende Energie gegen die Superficies tympanica clipeoli getrieben. Etwas anders verhält es sich bei Columellen mit großer, flacher Scheibe, dünnem Stiel und kleiner Tuba. Hier muss eine annähernde Wirkung durch ganz energische Erschütterung des centralen und meist mit einer Grube ausgestatteten Scheibentheiles erzielt werden. Es entstehen sodann dieselben Wellenbewegungen an der Superficies vestibularis clipeoli, wie sie vergleichsweise die broncenen Becken des Musikanten erzeugen. Ist jedoch die Scheibe klein und die Tuba trotz ihres äußeren großen Umfanges innen massiv, wie z. B. bei Taf. III Fig. 16, so findet die unvollkommenste Oscillations-Leitung statt, und der Besitzer einer solchen Columella ist ein ganz schlechter Hörer.

Gleiche Wirkungen werden also häufig durch ganz verschiedene, ja entgegengesetzte Momente erzielt, sofern sie sich in ausgleichendem Verhältniss gegenüber stehen. Dasselbe werden wir in vielfachen Variationen bei der Columella bestätigt finden, wenn wir uns die folgende Tabelle betrachten.

Scheibe	Trichter	Stiel	Fuß	Leistung	Typen
Stark convex, hohl, mittelgroß oder klein	groß und gefenstert	dick	breit od. mittel	größte Feinhörigkeit	I. 9—13
Concav, dünn und groß	klein und ungefenstert	dünn	breit od. mittel	gute Feinhörigkeit	II. 10—15
Flach und mittelgroß	groß und gefenstert	dick	breit	mittelmäßiges Gehör	I. 2, 3, 6
Concav oder flach, klein	mittelgroß und ungefenstert	dick od. dünn	breit	geringes Gehör	III. 6, 13, 15
Rund und klein	massiv	dick od. dünn	mittel bis breit	schlechtes Gehör	III. 16, 17.

Der Inhalt vorstehender Zusammenstellung giebt uns also einerseits den besten Beweis von der großen Bedeutung des Baues in Bezug auf die Feinhörigkeit, andererseits von den ausgleichenden Wechselwirkungen der einzelnen Organtheile. Die feinhörigsten Vögel besitzen ein hochgewölbtes Scheibchen, gut entwickelte und mit

Schalllöchern versehene Tuba sowie einen meist starken Stiel. Es giebt aber auch Arten, deren Columellen die angegebenen Feinhörigkeits-Charakteristica entbehren, und die trotzdem recht fein hören. Bei diesen tritt alsdann insofern ein Ausgleich ein, als sich das Scheibchen zur dünnen Platte umwandelt, nach der Mitte zu becherförmig vertieft und auch im Umfange bedeutend vergrößert. Am Fuße hat sich gleichfalls eine breite Verbindungsfläche gebildet, und nun ist die Columella trotz ihrer völlig anderen Form, trotz des dünnen Stielchens und des noch dünneren Halses in den Stand gesetzt, ihrem Besitzer eine noch ganz achtenswerthe Feinhörigkeit zu gewährleisten. Je mehr aber dem Organ solche sich gegenseitig ergänzende Eigenschaften abgehen, desto geringer wird sich seine Leistungsfähigkeit erweisen. So wird eine kleine flache Scheibe bei gut entwickelter Tuba ein immerhin noch leidliches Gehörorgan abgeben, die gleiche oder gar noch kleiner und rund gewordene Scheibe auf massivem Stiele, massiver Tuba aber wird stets das minderwerthigste Gehörvermögen zur Folge haben, selbst wenn die Fußgestaltung noch so breit und umfangreich entwickelt wäre. Solche leistungsarme Columellen finden wir glücklicher Weise nur bei Vögeln, welche nicht auf den Sinn des Gehörs angewiesen sind. Betrachten wir uns nun nochmals die Abbildungen, so werden wir jetzt auch ohne eingehendere Prüfung sofort gute, mittlere und schlechte Hörer unterscheiden können. Die Columellen der Feinhörer auf Taf. I, Fig. 9—13 kennzeichnen sich thatsächlich als wahre Kunstwerke im Vergleiche zu jener Gruppe Schlechthörer auf Taf. III, Fig. 16—19 und 21—23. Bei ersteren bildete sich ein System vollkommensten Resonanzbaues aus, während hier nur ein Organ von nacktester Einfachheit übrig geblieben ist. Und wie der Bau, so die Leistung. Die schlecht hörende Lumme hat genau dasselbe Labyrinth und genau so feine Nervenendungen, wie die Eule, und dennoch hört sie so mangelhaft im Vergleich zu dieser, weil ihr eben nicht die große Unterstützung jener leistungsfähigen, die Feinhörigkeit erhöhenden Columellen-Construction zu Gebote steht.

Wenn ich es daher unternommen habe, obige auf rein osteologischen Untersuchungen basirende Schlüsse über Einfluss und Bedeutung des Baues eines Organes anzustellen, dessen Existenz für die Gehörempfindung wohl berechtigt, aber als von nur untergeordneter Bedeutung erachtet wurde, so wollte ich damit nur den Beweis erbringen, dass zur Feinhörigkeit der Vögel nicht das Labyrinth allein mit seinen wunderbar feinen und sensiblen Nervenendungen genügte, sondern dass die Empfindsamkeit des Gehörs auch noch von dem jeweiligen Bau der aufnehmenden und leitenden Vermittelungsorgane abhängig ist, und dass als eines der wichtigsten unter ihnen jenes knöcherne und bisher so wenig beachtete Säulchen, die Columella, gelten darf.

INHALTSVERZEICHNISS DER TAFELN.*)

TAFEL I.

TAFEL II.

TAFEL III.

TAFEL IV.

*) Sämmtliche Figuren sind lediglich dem rechtsseitigen Ohre entnommen.

ALPHABETISCHES VERZEICHNISS DER TAFELN.

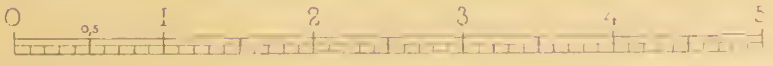
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



1 2 3 4 5 6 7

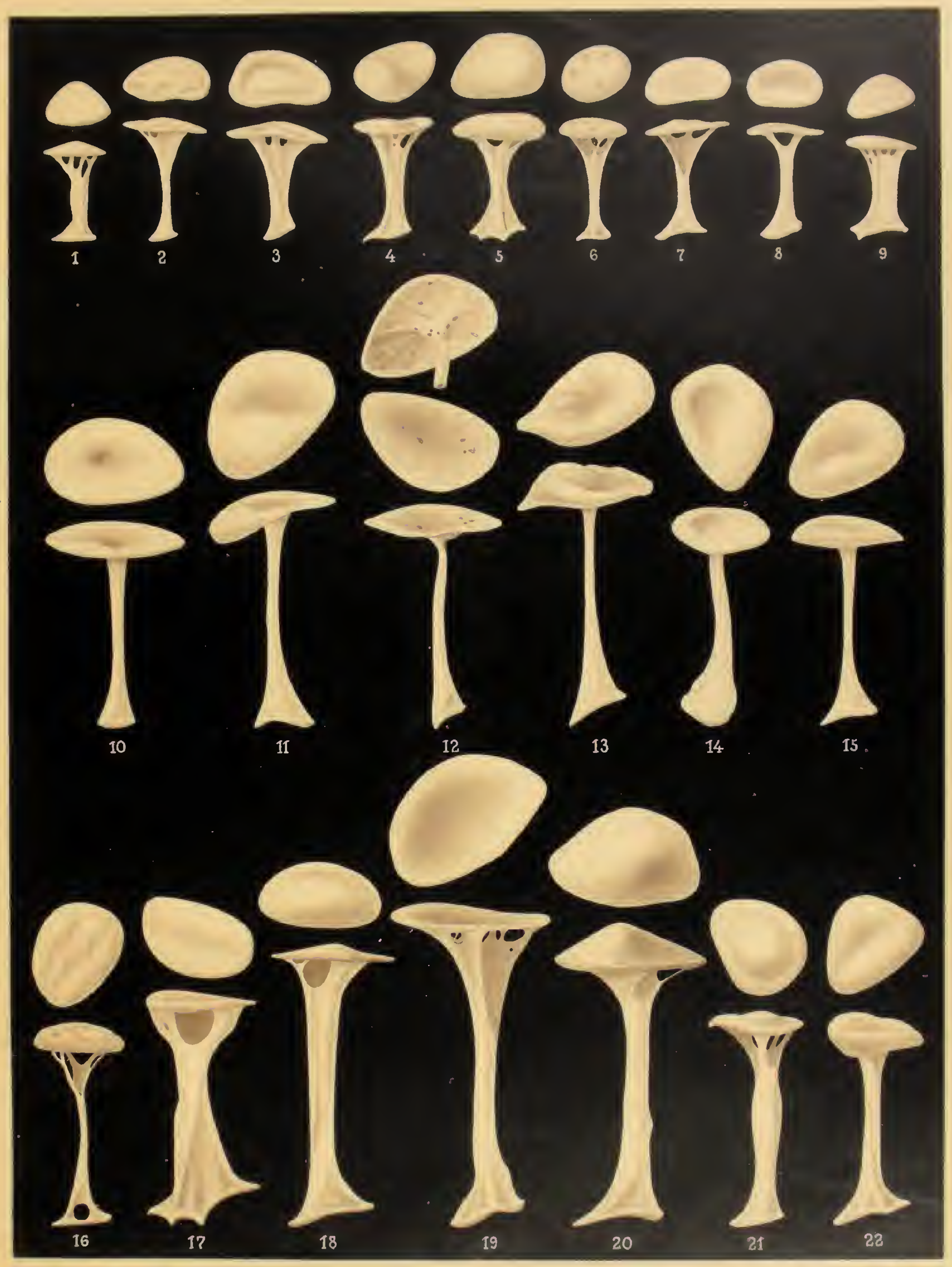
8 9 10 11 12 13 14

Albert Frisch Berlin, repr. Georg Krause ad nat.



Millimeter.





Albert Frisch Berlin, repr.

Georg Krause ad nat.

0 0,5 1 2 3 4 5

Millimeter.





Albert Frisch Berlin, repr. Georg Krause ad nat.

0 0,5 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10

Millimeter.





Albert Frisch Berlin, repr.

Georg Krause ad nat.

0 0,5 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10

Millimeter.





R. FRIEDLÄNDER & SOHN IN BERLIN.

